第 37 卷第 20 期 2017 年 10 月 生态学报 ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.37,No.20 Oct.,2017

DOI: 10.5846/stxb201608061617
王东丽,焦菊英,王宁,寇萌,徐海燕,于卫洁.植冠与土壤种子库储存种子的萌发特性及策略.生态学报,2017,37(20):6743-6752.
Wang D L,Jiao J Y,Wang N,Kou M,Xu H Y,Yu W J.Seed germination characteristics and strategies of seeds stored in canopy and soil seed banks.Acta Ecologica Sinica,2017,37(20):6743-6752.

植冠与土壤种子库储存种子的萌发特性及策略

王东丽[1,2],焦菊英[2,3,*],王　宁[3,4],寇　萌[2],徐海燕[2],于卫洁[2]
1 辽宁工程技术大学环境科学与工程学院, 阜新　123000
2 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌　712100
3 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌　712100
4 陕西师范大学旅游与环境学院, 西安　710119

摘要:为明确黄土丘陵沟壑区植物种子库如何调控种子萌发来提高个体适合度,选择研究区 7 种具有种子库的主要物种为研究对象,以刚成熟和室内储存种子为对照,比较植冠宿存(5 个宿存期)和土壤埋藏(5a 埋藏期)对植物种子萌发特性的影响,探讨植冠种子库与土壤种子库储存下的种子萌发策略。结果表明:7 种植物种子经过不同种子库储存后萌发特性表现出明显的种间差异,黄刺玫(*Rosa xanthina*)和水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)种子萌发力表现为植冠宿存不变型、土壤储存增强型,土壤储存明显提高水栒子种子萌发速率;达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)和狼牙刺(*Sophora davidii*)种子萌发力表现为植冠宿存增强型、土壤储存减弱型,种子萌发历时表现为植冠宿存延长型,土壤种子库储存还可加快达乌里胡枝子萌发速率、缩短萌发历时;茭蒿(*Artemisia giralaii*)和铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*),种子萌发率随植冠宿存时间先升高后降低,随土壤储存时间先降低后升高,土壤储存可推迟其萌发,铁杆蒿种子萌发速率在植冠与土壤储存后均加快;紫丁香(*Syringa oblata*)种子萌发率随植冠宿存先升高后降低,土壤储存明显加快其种子启动萌发与速率。在黄土丘陵沟壑区,植物种子经过植冠或土壤种子库储存,或增加、加快、提早萌发充分利用有利条件提高占据性,或减少、减缓、推迟萌发分摊不利条件的风险;而且该区植物植冠与土壤储存后种子萌发特性间的关系,体现各自适应环境与应对干扰的分工与协作策略,主要表现为:单一主导型和相辅相成型。

关键词:黄土丘陵沟壑区;植冠种子库;土壤种子库;种子萌发;种子策略

Seed germination characteristics and strategies of seeds stored in canopy and soil seed banks

WANG Dongli[1,2],JIAO Juying[2,3,*],WANG Ning[3,4],KOU Meng[2],XU Haiyan[2],YU Weijie[2]
1 *College of Environmental Science and Engineering, Liaoning Technical University, Fuxin* 123000,*China*
2 *Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forest University, Yangling* 712100,*China*
3 *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Yangling* 712100,*China*
4 *College of Tourism and Environment, Shaanxi Normal University, Xi'an* 710119,*China*

Abstract: To determine how seeds improve their individual fitness by regulating their germination characteristics, we selected seven species with obvious canopy and soil seed banks in the hill-gully Loess Plateau. Effects of the duration of canopy storage (five storage periods) and soil storage (burial periods of five years) on seed germination were analyzed, which were compared with seeds of just matured or stored in laboratory as control. And the germination strategies of seeds after storage in canopy seed bank and soil seed bank were discussed. Our results indicated that the seed germination

基金项目:国家自然科学基金项目(41371280,41501290);黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金(A314021402-1512);辽宁省博士启动基金(201601368);辽宁工程技术大学第五批生产技术问题创新研究基金(20160046T)
收稿日期:2016-08-06;　**网络出版日期**:2017-06-01

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: jyjiao@ms.iswc.ac.cn

characteristics of the seven species were obviously different after storage. For *Rosa xanthina* and *Cotoneaster multiflorus*, storage improved the seed germination ability of the soil seed bank but had no effect on that of the canopy seed bank, and the seed germination rates of the soil seed bank of the *C. multiflorus* was considerably increased. For *Lespedeza davurica* and *Sophora davidii*, storage improved the seed germination ability of the canopy seed bank but weakened that of the soil seed bank. Meanwhile, the seed germination lasting times of the canopy seed bank were prolonged after storage, whereas the seed germination rate and seed germination lasting times of the soil seed bank were accelerated and shortened for *L. davurica*, respectively. For *Artemisia giralaii* and *A. gmelinii*, seed germination percentages initially increased but then declined as the duration of canopy storage increased, whereas the seed germination rate initially declined and then increased. Storage of the soil seed bank also delayed the seed germination for both species, whereas storage of both the canopy and soil seed banks increased the seed germination rates of *A. gmelinii*. For *Syringa oblate*, seed germination percentages initially increased but then declined as the duration of canopy storage increased, and storage of the soil seed bank both increased the germination rates and promoted seed germination. In conclusion, seeds from the hill-gully Loess Plateau either (1) took full advantage of favorable conditions to finish regeneration in right time quickly by increasing germination percentage, speeding up seed germination rate and germinating at high concentration during the early stages of storage or (2) shared the risk of unfavorable conditions by reducing germination percentage, slowing down seed germination rate and deferring seed germination through seed storage in the canopy or soil seed bank. In addition, the relationship between seed germination characteristics of the canopy storage and that of soil seed bank storage indicated that plant use the division and cooperation storages of canopy and soil seed bank to adapt environments and to respond disturbance, which strategies mainly presented as single-dominant and tow-complementary patterns.

Key Words: hill-gully Loess Plateau; canopy seed bank; soil seed bank; seed germination; seed strategy

植物种子库是植物更新的种子源储存库,包括土壤种子库与植冠种子库,具有避免胁迫与干扰对植被更新威胁的生态功能。土壤种子库指存在于土壤及上层凋落物中所有的存活种子,保存着过去、现有植被及外界扩散来的种子,反映了群落的过去、现状和将来的发展潜力,很大程度上决定了植物群落发展的进度和方向,在生态系统中占有非常重要的地位[1-3]。大多数植物通过土壤种子库进行更新[4],土壤种子库既可使种子避免各种威胁,又可为受干扰群落的恢复补充新个体,在植被更新和恢复中具有重要意义[5-8]。相对于土壤种子库而言,种子成熟后,有些植物将种子储存在植冠中推迟脱落,形成植冠种子库[9]。在干旱区,植冠种子库使种子避免被捕食、产量波动及不可预测干扰等的威胁,具有分摊种子传播风险,保证种子持续供应,调节种子萌发时间,分摊幼株定居风险,保证植物对生境的占据等生态功能[9-10]。

种子萌发指成熟、干燥种子,在解除休眠并获得合适外界条件时,胚转入活动状态并开始生长[11],是种子植物更新的开始,影响着幼苗存活、个体适合度以及植物生活史的表达,对种群持续、种群动态和群落结构起着关键作用[12]。种子萌发是植物生活史的关键与敏感阶段,种子利用自身生存策略在适宜环境条件下迅速萌发成苗,体现了植物适应环境胁迫的策略,对植物能否成功定植具有重要意义。种子萌发一直备受国内外学者的关注,研究主要集中于种子萌发机理及其影响因素,涉及分子生物学、生理学、形态学及生态等学科,关于种子萌发的生态学研究主要集中在影响种子萌发的外界条件,诸如水分、温度、氧气、光照、土壤酸碱、土壤盐分、化学物质、重金属、生物因素及埋藏条件等,研究范畴已涉及到储藏时间对种子萌发特性的影响,已有研究发现,储藏时间可以改变种子萌发进程[13-20]。然而,植物种子在植冠储存及萌发的现象受关注较少,主要集中在国外干旱荒漠区[21-24],国内在科尔沁沙地[25]与黄土高原[26-27]对植冠种子库的研究有少量报道,但其储存对种子萌发特性的影响少有全面的研究,将植冠种子库与土壤种子库储存下种子萌发结合的研究更是罕见报道。

因此,本文通过研究植冠种子库和土壤种子库储存及其时间对植物种子萌发特性的影响,探讨黄土丘陵

沟壑区植物植冠种子库和土壤种子库储存的种子萌发策略,明确二者在植被更新过程中如何调控种子萌发来提高个体适合度,进而为解释该区植被过程提供理论依据,指导植被恢复建设与物种多样性保护。

1　材料与方法

1.1　物种选择

基于前期研究工作及野外经验[27-28],在黄土丘陵沟壑区选择了 7 种具有植冠种子库及土壤种子库的代表性物种,包括多年生半灌木达乌里胡枝子、铁杆蒿和茭蒿与灌木狼牙刺、黄刺玫、水栒子和紫丁香。7 种植物及其种子基本特征见表 1。

表 1　研究物种及其种子的基本特征

Table 1　The characteristics of seeds of the study species

物种 Species	科 Family	研究对象 Study object	储藏时限 Limitation period of storage	
			植冠种子库[27] Aerial seed bank	土壤种子库[29] Soil seed bank
铁杆蒿 *Artemisia gmelinii*	菊科 Composita	瘦果 Achene	7—10 个月	>5a
茭蒿 *Artemisia giralaii*	菊科 Composita	瘦果 Achene	7—10 个月	>5a
达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*	豆科 Leguminosae	种子 Seed	7—10 个月	>5a
狼牙刺 *Sophora davidii*	豆科 Leguminosae	种子 Seed	7—10 个月	>5a
紫丁香 *Syringa oblata*	木犀科 Oleaceae	种子 Seed	>10 个月	1—2a
黄刺玫 *Rosa xanthina*	蔷薇科 Rosaceae	果实 Fruit	>10 个月	>5a
水栒子 *Cotoneaster multiflorus*	蔷薇科 Rosaceae	果实 Fruit	6—7 个月	>5a

1.2　植冠宿存种子的采集

在延河流域的宋家沟和纸坊沟两个典型小流域,选取 5 个包括所有研究物种的稳定群落作为样品采集地。为研究植冠储存对种子萌发的影响,采集时间选取 6 个不同的时期,其中首次采集期基于所有调查物种种子均完成成熟,选择 2011 年 11 月 8 日进行种子采集,其余 5 次采集期为不同植冠储藏期,分别选择 2011 年 12 月 4 日(A1)、2012 年 2 月 28 日(A2)、2012 年 4 月 9 日(A3)、2012 年 5 月 10 日(A4)和 6 月 8 日(A5)进行种子采集。对于同一物种,采集植株不少于 10 株;对于同一植株,种子采集遵循"由上至下、由内而外"的原则,采集种子装于纸袋带回实验室,挑选发育良好且完整的种子,对于有果肉包裹的种子进行人工去除果肉,将筛选后的种子混合均匀、风干备用。

1.3　土壤种子库储存试验

2009 年秋季,于种子成熟期,依据上述采集与处理方法准备供试种子,按照不同物种种子大小分别装于大小和孔径合适的纱袋[30]。每个物种随机选取发育良好且完整的种子 100 粒装入纱袋,每年设置 5 个纱袋重复,分别进行 1、2、3、4 a 和 5 a 储存试验,每个物种共 25 个纱袋重复。

在 2010 年 2 月底将种子埋藏于中国科学院安塞县水土保持研究试验站墩山试验田。在试验田中选取 5 条 1 m×10 m 的样带,每条样带内设置 5 个 1 m×1.5 m 的样方,每个样方埋藏 1 个重复,做好标记,每个样方间距为 0.5 m。每个样方内按 3×5 的排列挖掘埋穴,每个埋穴大小为 0.2 m×0.2 m,间距为 0.1 m;依据土壤种子库密度最大分布深度[28],将埋藏深度设置为 3 cm 左右。将纱袋放入埋穴中,均匀推开种子,以免成堆加大腐坏机率。

埋藏后每隔一年收取样品,每个物种随机收取 5 个重复的纱袋样品,带回实验室风干后,统计与处理完好种子备用。

1.4　种子萌发特性的测定

萌发特性测定采用室内萌发实验。对于植冠种子库宿存的种子,每个物种设置 3 个重复,每个重复种子萌发基数因种子大小与采集样品基数而异,多为 50 粒或 100 粒;对于土壤种子库埋藏的种子,每个物种重复

数因样品收取基数而异(2—5 个),而且经过在土壤中埋藏,每个重复保存种子数各异,将埋藏后完好种子数作为萌发基数(表 2)。采用直径 9 cm 的培养皿和双层滤纸作培养床,萌发前用 100℃ 热水消毒杀菌,置于人工气候培养箱。依据研究区多年平均气象观测资料,培养条件设置为白天(光照时段)13 h,温度 25℃,夜晚(黑暗时段)11 h,温度为 16℃,光照为 8800 lx,湿度为 60%。种子萌发以胚突破种皮为标准(参考《国际种子发芽规程》),从种子置床起,每 24 h 记录 1 次种子发芽数,记数直到连续 5 d 不出现有发芽种子时为止[31]。

萌发特性用以下指标来表征:

1) 萌发率(%)= 种子萌发总数/供试种子数×100%。

2) T50 和 T90 指从种子萌发开始,种子萌发数分别达到萌发总数的 50%和 90%所持续的时间(d)。

3) 萌发时滞指从种子着床到种子开始萌发持续的时间(d)。

4) 萌发历时指从第 1 粒种子开始萌发至种子萌发结束所持续的时间(d)。

其中,萌发率用来表征种子萌发能力的大小,T50 和 T90 用来表征种子萌发速率的快慢,萌发时滞和萌发历时用来表征种子萌发格局。

表 2 不同埋藏年限后 7 种植物种子萌发基数

Table 2 The initial germination seeds after different buried years of the 7 study species

物种 Species	1 a	2 a	3 a	4 a	5 a
铁杆蒿 *A. gmelinii*	48.2±11.6	2.8±0.4	18.3±17.3	1.0±0	1.0
茭蒿 *A. giralaii*	38.2±11.4	18.0±3.0	1.0±0	22.5±21.5	13.0±12.0
达乌里胡枝子 *L. davurica*	84.2±2.1	59.3±1.8	73.5±0.5	58.5±9.5	71.0±1.0
狼牙刺 *S. davidii*	85.8±1.8	80.7±3.0	65.8±19.4	80.8±3.1	71.3±3.0
紫丁香 *S. oblata*	5.2±1.5	—	—	—	—
黄刺玫 *R. xanthina*	99.4±0.6	92.0±12.2	69.0±3.0	44.3±24.0	30.2±5.1
水栒子 *C. multiflorus*	97.6±1.6	88.7±8.4	67.8±2.6	21.7±10.6	9.0±2.9

1.5 数据分析

不同储存条件下植物种子萌发率、萌发时滞和萌发历时的差异性采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较($\alpha=0.05$)。

采用 SPSS 20.0 软件进行数据统计与分析,采用 SigmaPlot 13.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同种子库储存对种子萌发率的影响

植冠种子库与土壤种子库储存对植物种子萌发率的影响各异,7 种植物种子经过不同种子库储存后萌发力表现出明显的种间差异性(图 1)。黄刺玫和水栒子种子在刚成熟时和室温冬藏条件下完全不萌发,经过不同植冠宿存期仍未发生萌发,表现为宿存不变型。然而,土壤种子库储存对其萌发力具有促进作用,均表现为埋藏增强型,分别在土壤种子库储存 1a 和 2a 后解除休眠开始萌发。达乌里胡枝子和狼牙刺种子在刚成熟时萌发率极低,经过室温冬藏和植冠宿存后萌发率均有不同程度的增加,而且达乌里胡枝子种子随着在植冠上宿存时间的增加,其萌发能力逐渐增强;但是经过土壤种子库储存后,其萌发率总体表现出低于刚成熟时和室温储存条件下的规律,除了达乌里胡枝子种子在土壤中埋藏 1a 后萌发率有所提高,总体表现为植冠宿存增强型而土壤埋藏减弱型。茭蒿和铁杆蒿种子经过室温储存与植冠宿存 1 个月后,种子萌发率较刚成熟后均有不同程度的升高,表明这两种植物种子需要经过一定的后熟才能保证其萌发;此后,随着在植冠宿存时间的增加有不同程度的降低。茭蒿和铁杆蒿种子在土壤中埋藏后,实验结果表现出先升高后降低再升高的趋势,由于埋藏 1a 小区地表无植被覆盖,有别于其它埋藏小区,这里将其不列入埋藏时间序列下植物种子萌发特性变化规律的分析,故茭蒿和铁杆蒿种子萌发力表现为短期埋藏减弱型而长期埋藏增强型。紫丁香种子在土壤中寿

命不超过 2a,在土壤中埋藏后萌发率显著降低($P<0.05$),而在植冠宿存表现为先升高后降低的规律。

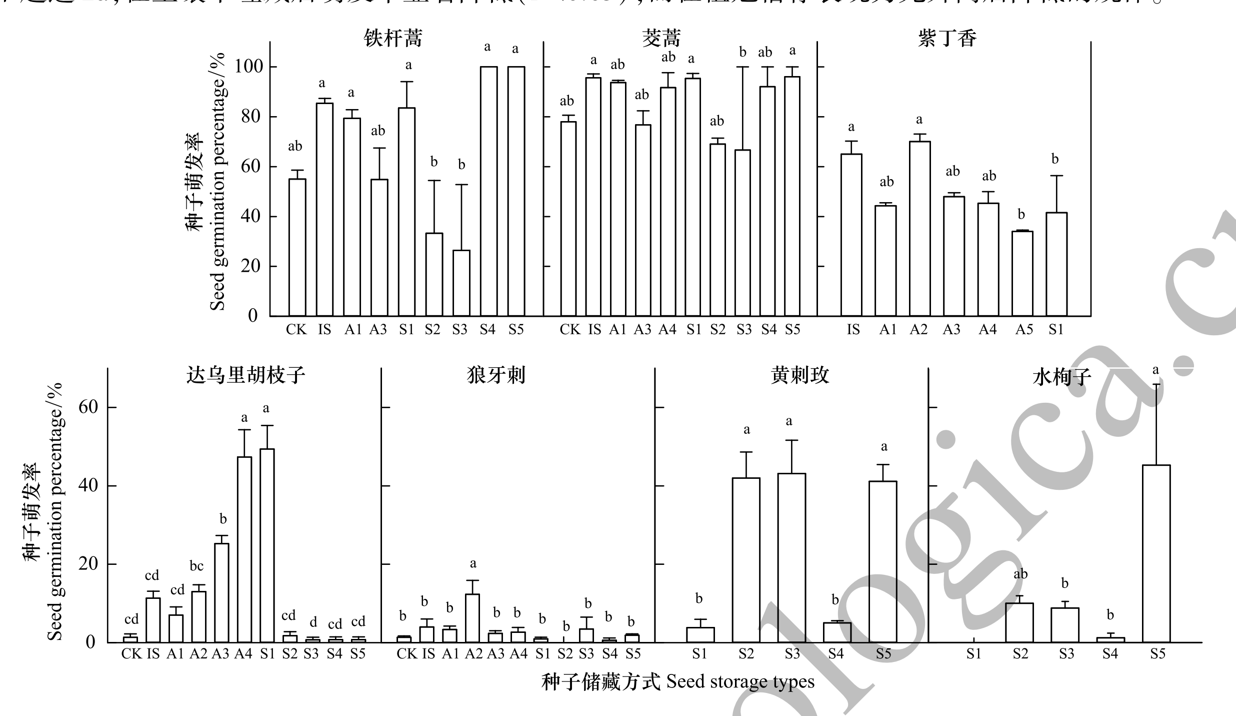


图 1　不同储存方式与时间下植物种子萌发率

Fig.1　The germination percentages of seeds stored in different conditions during different times

CK:种子刚成熟后直接萌发 Germinate directly just after the mature;IS:种子成熟后室温储存至翌年春季萌发 Germinate after stored at room temperature from the mature to the next spring;A1—A5:种子成熟后在植冠分别宿存 1 个月、3.5 个月、5 个月、6 个月和 7 个月后萌发 Germinate after stored on canopy for periods of 1 month, 3.5 months, 5 months, 6 months and 7 months respectively;S1—S5:种子成熟后在土壤分别埋藏 1、2、3、4a 和 5a 后萌发 Germinate after stored in soil for periods of 1 years, 2 years, 3 years, 4 years and 5 years respectively;不同小写字母表示差异显著性水平达到 $P<0.05$ Different small letters mean significant difference at 0.05 level

2.2　不同种子库储存对种子萌发速率的影响

7 种植物种子萌发速率对不同种子库储存的响应各异(图 2)。植冠宿存与土壤储存对茭蒿种子萌发速率的影响均较小,相对而言,T90 在不同植冠宿存期后均缩短,表明后期萌发速率有所提高。铁杆蒿种子在植冠宿存和土壤储存后萌发速率均有所提高。植冠种子库和土壤种子库储存对狼牙刺种子萌发速率的影响均表现为波动性较大,速率快时着床后就完成全部萌发。达乌里胡枝子 T50 随着植冠宿存时间的变化呈先缩短再延长的变化规律,而 T90 在植冠宿存前期变化幅度小,随着宿存时间的延续其延长较久;除埋藏 1 a 外,其它埋藏年限后 T50 和 T90 均有所缩短。紫丁香种子植冠宿存 3.5 个月和 7 个月后,T50 和 T90 均延长,植冠宿存 6 个月后 T50 和 T90 均缩短,其它宿存时间后,T50 延长而 T90 缩短;土壤埋藏对其萌发速率均有促进作用。水栒子和黄刺玫种子埋藏前不萌发,水栒子埋藏后总体表现为随着埋藏年限的增加,萌发速率逐年加快,表现为典型的埋藏加快型;黄刺玫种子埋藏后萌发速率不稳定,处于波动状态,受埋藏影响不明显。

然而,对于大部分研究物种,植冠宿存和土壤埋藏对 T50 和 T90 的作用较为一致,即萌发前期速率提高时,萌发后期速率相应也有所提高,反之亦然;但是,有的物种在植冠宿存或土壤埋藏后 T50 和 T90 表现出相反的响应趋势,如铁杆蒿种子在植冠宿后、茭蒿和狼牙刺种子在土壤埋藏 3 a 后,随着时间延续 T50 先缩短后延长,而 T90 先延长后缩短,表现为储存前期萌发减缓而后期萌发加快的变化趋势。

2.3　不同种子库储存对种子萌发格局的影响

植冠种子库与土壤种子库储藏对 7 种植物种子萌发格局产生不同程度的影响,表现在萌发时滞和萌发历时两个方面(图 3)。

对于萌发时滞来说,茭蒿和铁杆蒿种子在刚成熟时,萌发时滞均为 1 d,但是植冠种子库宿存对二者萌发

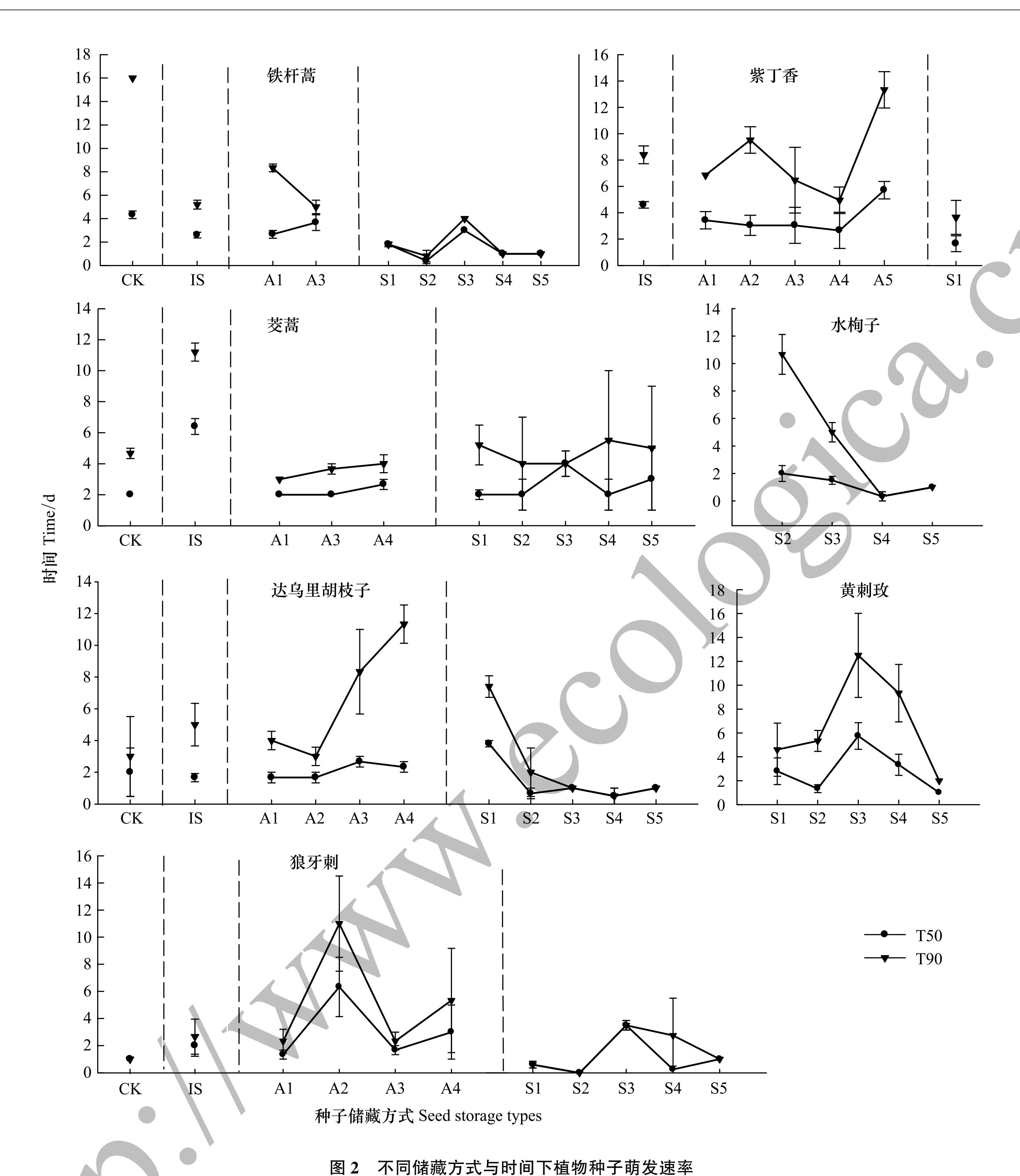


图 2　不同储藏方式与时间下植物种子萌发速率

Fig.2　The germination rates of seeds stored in different conditions during different times

时滞影响表现各异,茭蒿种子在植冠宿存 5 个月和 6 个月后,种子启动萌发均有所推迟,但变化不显著;而铁杆蒿种子在植冠宿存 1 个月和 5 个月后,萌发均相对有所提前;在土壤种子库储存后,这两种植物的种子总体表现为萌发时滞延长的趋势,除铁杆蒿种子在埋藏 2 a 后萌发时滞仅为 0.8 d,其它条件下,种子萌发启动均有推迟,而且铁杆蒿种子随着埋藏年限的增加萌发启动逐年推迟,种子启动萌发表现为典型的埋藏推迟型。紫丁香种子经过植冠宿存和土壤储藏 1 a 后萌发时滞总体表现为不同程度的缩短。达乌里胡枝子和狼牙刺种子随着在植冠上宿存,萌发时滞发生波动性变化,分析原因在于大部分种子处于高度休眠状态,很难启动萌发,萌发时滞较长,有个别种子在植冠宿存过程中刚解除休眠被收集回来,在水分充足条件下直接吸水萌发,萌发时滞较短;而随着在土壤中储存后,达乌里胡枝子种子萌发时滞仍表现出波动性变化,狼牙刺种子萌发时滞则先缩短再延长。黄刺玫和水栒子种子只有经过土壤储存才能发生萌发,随着埋藏时间的变化,种子萌发

时滞变异较大。

对于萌发历时来说,茭蒿种子萌发历时随着在植冠宿存时间延长而缩短,土壤种子库储存对茭蒿种子萌发历时的影响则表现出波动性,与其种子小在土壤中的命运波动性有关。铁杆蒿种子刚成熟时萌发历时较长,除植冠宿存 1 个月外,植冠宿存与土壤储存均显著地缩短($P<0.05$)。达乌里胡枝子种子萌发历时随着宿存时间的延续呈增长趋势,在土壤储存后则总体表现为缩短,除埋藏 1 a 后外。狼牙刺种子经过植冠宿存后,种子萌发历时均不同程度的延长,而土壤储存对其种子萌发历时影响相对较小,始终保持较短。紫丁香种子萌发历时在植冠宿存后始终较长,而在土壤储存后则缩短。随着在土壤中埋藏年限的增加,黄刺玫种子萌发历时整体表现为先延长后缩短的趋势,而水栒子种子萌发历时埋藏 2 a 后持续较长,随后逐年显著缩短($P<0.05$)。

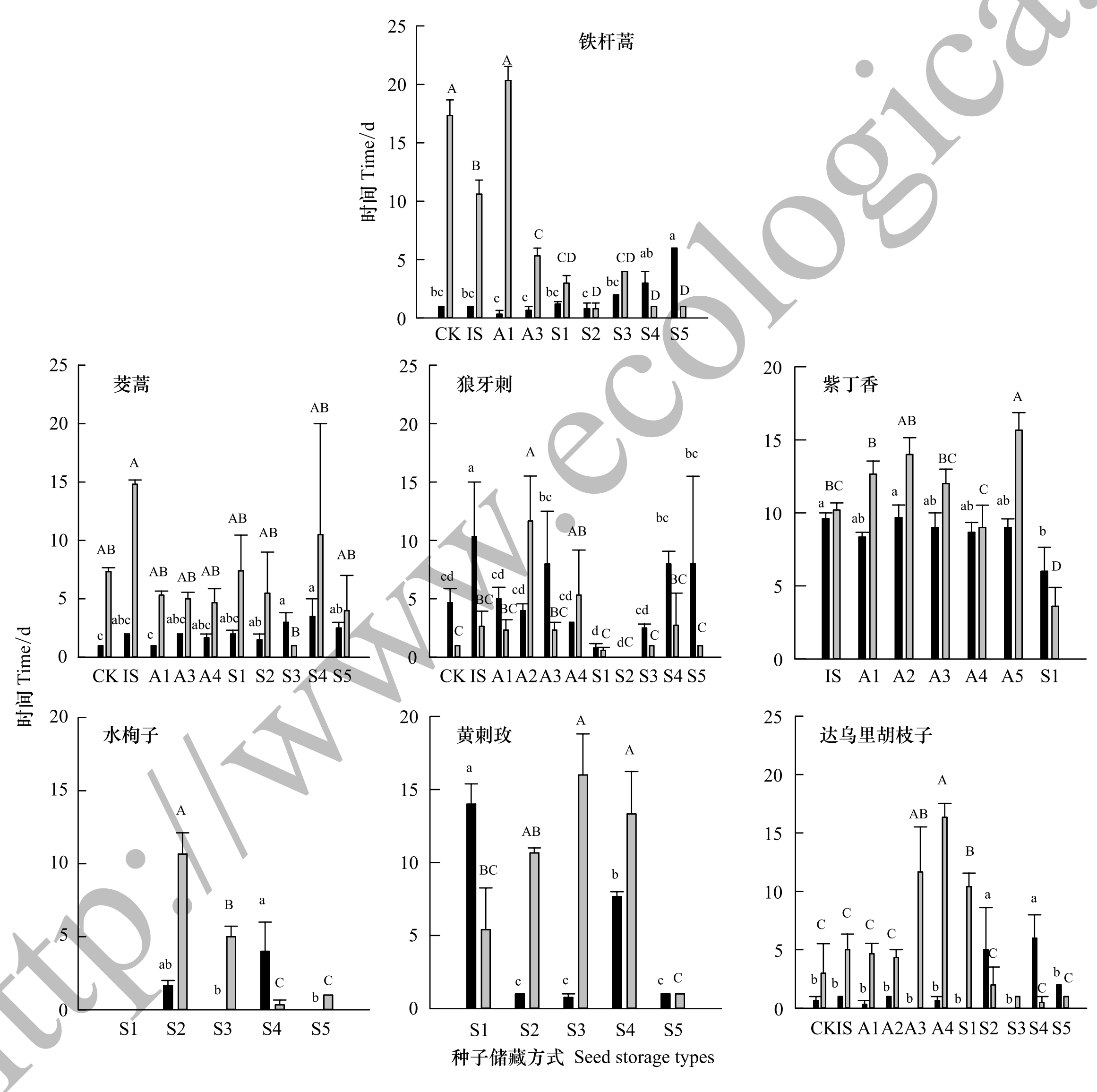


图 3　不同储藏方式与时间下植物种子萌发时滞与萌发历时

Fig.3　The days of germination and before germination of seeds stored in different conditions during different times

3　讨论

3.1　植冠种子库宿存下种子的萌发策略及生态意义

在干旱半干旱地区,植冠种子库可以在时间上通过调节种子扩散间接影响种子萌发来适应干旱环

境[21-25, 32]。本研究区属于半干旱季风区,具有明显的雨季,主要集中在 7—9 月份,其降雨量占全年降水量的 70%以上,且多为暴雨,同时存在着降雨后的极端干旱事件,面临着干旱胁迫。本研究物种中,除水栒子外,其它物种植冠种子库的种子至少可以宿存至翌年 6 月,植冠种子库将种子扩散及萌发推迟至雨季,通过持续性释放种子,进而有效的分摊极端干旱事件的风险。

同时,植物种子在植冠种子库宿存过程中,经历外界光照、冷热与干湿循环,种子休眠性发生改变,直接影响其萌发特征,不同物种表现出不同的应对策略。在沙丘区,典型沙生植物的植冠储藏种子具有速萌性,是其适应流沙和季节性干旱的策略[25]。本研究区休眠性极强的达乌里胡枝子种子在植冠宿存 6 个月后萌发率可高达 47.3%,是其适应雨季为种子萌发及幼苗存活提供充足的水分供给,从而使植物的补充和定居成功率提升的策略,体现出植冠储存促进萌发适应环境的优势策略。水栒子和黄刺玫植冠种子库的种子在不同植冠宿存期均未发生萌发,其植冠种子库的生态策略仅表现在对种子扩散的调节,对萌发没有发挥生态功能。其次,不同物种通过调节种子萌发速率与萌发格局来发挥植冠种子库储存后种子萌发的优势生态功能。如铁杆蒿种子在植冠宿存 1 个月和 5 个月后,萌发均相对有所提前,狼牙刺种子萌发在翌年 2 月和 5 月较刚成熟时有所提前,这一特性正好适应研究区降水分配不均,表层土壤水分长期处于干燥状态,种子在水分条件适宜时快速启动萌发,对抓住有利的降雨事件迅速完成萌发及更新具有重要意义[27],与以往学者对植冠种子库在干旱区生态功能的研究结果一致[9, 22]。

此外,植冠种子库储存后种子萌发特性的改变还体现了对外界干扰的响应。在沙丘区,植冠储存种子萌发对沙埋干扰表现出一定的响应[15]。在黄土丘陵沟壑区,水力侵蚀引起坡面土壤的冲蚀与淤积,进而造成一些植物植冠种子库(花序或生殖枝)的掩埋,可为植冠的种子提供更为有利的萌发条件,如本研究中的铁杆蒿植冠上的种子,随着宿存时间的增加,萌发时滞缩短,特别是在雨季来临,以花序或生殖枝传播,在水力侵蚀作用下到达合适的目的地,抓住有利条件迅速启动萌发,体现了研究区植冠种子库储存种子萌发对水力侵蚀的响应。

3.2 土壤种子库储藏下植物种子萌发策略及生态意义

土壤种子库储存种子为植被更新提供直接的种源保障,在时间序列上提供种子储备,不仅在不稳定的环境里具有适应环境胁迫与干扰威胁的生态功能,在稳定的环境里也能减少种内和种间的竞争[1]。土壤种子库为其储存种子提供不同的微生境,生境异质性不仅是土壤种子库分布模式的决定因子,光、水分、土壤深度、土壤机械结构、干扰类型等非生物因素直接或间接的影响着土壤种子库的时空分布特征及其植被发展[33-34],而且直接改变着植物种子的萌发特性,体现出土壤种子库的种子可通过调节休眠与萌发来增加繁殖适合度[35]。

土壤种子库储存对植物种子萌发特性的影响首先体现在种子萌发力方面。植物种子经过土壤储存,萌发力具有明显的种间差异性,特别是对于硬实种子。硬实休眠有利于植物调节种子萌发的时空分布,种子硬实率在储存期间会发生一定的变化,主要取决于贮存温度和湿度[36]。黄刺玫和水栒子种子由于硬实性,在刚成熟时和室温冬藏条件下完全不萌发,硬实种子不能吸胀萌发是由于种皮(果皮)透水透气性差以及对胚生长的机械束缚造成的[36],而土壤种子库储存增强了其萌发力,在于土壤储存过程有利于其坚硬的木质外壳与土壤中的水分、微生物等接触,种子经历吸胀-干燥循环,细胞壁阻力下降,种皮限制作用减弱[36],促进水分进入和气体交换;而且当种子在土壤中度过炎热的夏季,较高的温度有利于微生物促使种皮腐烂[37],进而解除硬实性,具有在适宜条件下完成萌发的能力,表明土壤种子库储存是这两种植物种子萌发及更新的先决条件,因而具有重要的生态意义。具有硬实性的达乌里胡枝子和狼牙刺种子经过土壤种子库储存后萌发反而受到一定的抑制,休眠性增强,主要在于不同植物的种皮细胞层次和排列、种类和含量及不透性物质等各异,导致种皮透气透水性和机械强度不同[35, 37-38],豆科植物种子种皮非常坚韧,最外层角质层主要由半纤维素及胶质类等疏水性的化学物质组成,里层又广泛发育着栅栏状细胞与骨状石细胞,形成坚固致密的保护层[39-40],而且豆科植物的种脐往往具有允许水分散出而阻止其进入的功能,在潮湿空气中则迅速关闭[37, 40]。以上两种萌

发类型体现了该区植物适应环境胁迫与干扰的两种种子萌发策略,即埋藏增强型种子能够抓住适宜条件完成萌发及更新,埋藏减弱型种子能够避免不利条件的威胁且为干扰后提供种源保障。

另外,达乌里胡枝子和狼牙刺种子在土壤中储存较在其它条件下萌发弱休眠强,而且在地表无植被、透光性强的小区埋藏 1 年后萌发较其它小区埋藏后多,可能在于种子在土壤中由于较少的光可以透入[41],光照对于此类硬实的破除更具限制性,其机理有待深入研究。光照在促进一些植物种子萌发的同时,对另外一些植物的种子萌发则具有抑制作用[42],本研究中茭蒿和铁杆蒿种子埋藏 2 a 和埋藏 3 a 后萌发率有所降低,体现了土壤种子库短期储藏抑制茭蒿和铁杆蒿种子萌发,在干扰初期具有避免不利条件的风险,而埋藏 4 a 和 5 a 后种子萌发率均又升高,体现了超过一定时间的土壤种子库储藏可促进其种子萌发,有利于其在干扰环境稳定后的适当时机成功萌发。

此外,植物种子经过土壤储存,通过调节萌发速率与格局来增加幼苗更新成功率。总体而言,埋藏促进本研究大部分植物种子萌发速率加快,无论是萌发前期还是萌发后期,有助于土壤储藏后种子把握有利降水事件迅速完成萌发事件,在应对干旱半干旱地区多而急的降雨事件方面具有优势性[25]。但是,茭蒿和狼牙刺种子在土壤埋藏 3 a 后,表现为长期埋藏后种子萌发前期减缓而后期加快的变化趋势,体现了经过长期埋藏后的种子萌发具有试探性,水分条件适宜时,部分种子先试探性地缓慢萌发,当适宜条件持续时,大部分种子便快速完成萌发。埋藏还通过调控植物种子的萌发格局适应环境,埋藏可推迟茭蒿和铁杆蒿种子萌发避免短暂有利条件后的不利条件威胁;则通过缩短铁杆蒿种子萌发历时,提高其在短暂适宜条件下迅速完成萌发的成功率;而且黄刺玫和水栒子种子选择短期埋藏后缓慢萌发而长期埋藏后迅速萌发的策略应对环境胁迫与干扰。

然而,植冠种子库与土壤种子库储存后的种子萌发特性也存在着一定的关系,体现着各自适应环境与应对干扰的分工与协作功能,表现为:单一主导型,如黄刺玫和水栒子种子萌发表现为植冠宿存不变型、土壤储存增强型,体现了以土壤储藏促进萌发来应对长时间序列不确定性干扰的策略;相辅相成型,达乌里胡枝子和狼牙刺种子萌发表现为植冠宿存增强型、土壤储存减弱型,体现了植冠宿存种子萌发适应短期生长季更新与土壤储存种子适应长期不确定性干扰后种源需求的长短期互补策略。

参考文献(References):

[1] Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

[2] Harper J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977.

[3] Funes G, Basconcelo S, Díaz S, Cabido M. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. Austral Ecology, 2001, 26(2): 205-212.

[4] 于顺利, 蒋高明. 土壤种子库的研究进展及若干研究热点. 植物生态学报, 2003, 27(4): 552-560.

[5] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M, Hodgson J G. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. Journal of Ecology, 1998, 86(1): 163-169.

[6] Aguiar M R, Sala O E. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. Ecology, 1997, 78(1): 93-100.

[7] 何念鹏, 吴泠, 周道玮. 放牧对松嫩平原农牧交错区防护林下草地的影响. 应用生态学报, 2004, 15(5): 795-798.

[8] Bakker J, Poschlod P, Strykstra R, Bekker R M, Thompson K. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. Acta Botanica Neerlandica, 1996, 45(4): 461-490.

[9] Lamont B B. Canopy seed storage and release: what's in a name? Oikos, 1991, 60(2): 266-268.

[10] Gutterman Y. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. The Botanical Review, 1994, 60(4): 373-425.

[11] 陶嘉龄, 郑光华. 种子活力. 北京: 科学出版社, 1991.

[12] 古丽娜儿·阿不来提, 周桂玲, 王轶, 黄世友, 赵文燕. 不同贮藏条件对大赖草种子萌发的影响. 干旱区研究, 2014, 31(3): 502-507.

[13] Lloret F, Casanovas C, Peñuelas J. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. Functional Ecology, 1999, 13(2): 210-216.

[14] 黄文达, 王彦荣, 胡小文. 三种荒漠植物种子萌发的水热响应. 草业学报, 2009, 18(3): 171-177.

[15] 李荣平, 蒋德明, 刘志民, 李雪华, 李晓兰, 闫巧玲. 沙埋对六种沙生植物种子萌发和幼苗出土的影响. 应用生态学报, 2004, 15(10):

1865-1868.

[16] 鱼小军, 师尚礼, 龙瑞军, 王芳, 陈本建. 生态条件对种子萌发影响研究进展. 草业科学, 2006, 23(10): 44-49.

[17] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 刘志民. 画眉草种子萌发对策及生态适应性. 应用生态学报, 2006, 17(4): 607-610.

[18] 宋松泉, 程红焱, 姜孝成. 种子生物学. 北京: 科学出版社, 2008.

[19] 鱼小军, 张建文, 潘涛涛, 张媛, 丁爽, 杨红梅, 肖红, 匡彦蓓. 铜、镉、铅对 7 种豆科牧草种子萌发和幼苗生长的影响. 草地学报, 2015, 23(4): 793-803.

[20] 张勇, 薛林贵, 高天鹏, 晋玲, 安黎哲. 荒漠植物种子萌发研究进展. 中国沙漠, 2005, 25(1): 106-112.

[21] Günster A. Seed bank dynamics-longevity, viability and predation of seeds of serotinous plants in the central Namib Desert. Journal of Arid Environments, 1994, 28(3): 195-205.

[22] Van Oudtshoorn K V R, Van Rooyen M W. Dispersal Biology of Desert Plants. Berlin: Springer, 1999.

[23] Lamont B B, Enright N J. Adaptive advantages of aerial seed banks. Plant Species Biology, 2000, 15(2): 157-166.

[24] Narita K, Wada N. Ecological significance of the aerial seed pool of a desert lignified annual, Blepharis sindica (Acanthaceae). Plant Ecology, 1998, 135(2): 177-184.

[25] 马君玲, 刘志民. 沙丘区植物植冠储藏种子的活力和萌发特征. 应用生态学报, 2008, 19(2): 252-256.

[26] 张小彦, 焦菊英, 王宁, 贾燕锋, 韩鲁艳, 杜华栋, 张世杰. 陕北黄土丘陵区 6 种植物冠层种子库的初步研究. 武汉植物学研究, 2010, 28(6): 767-771.

[27] 王东丽, 焦菊英, 陈宇, 寇萌, 尹秋龙, 于卫洁. 黄土丘陵沟壑区主要物种植冠种子库动态及其生态策略. 生态学报, 2015, 35(5): 1513-1520.

[28] Wang N, Jiao J Y, Jia Y F, Zhang X Y. Soil seed bank composition and distribution on eroded slopes in the hill-gully Loess Plateau region (China): influence on natural vegetation colonization. Earth Surface Processes and Landforms, 2011, 36(13): 1825-1835.

[29] 焦菊英. 黄土丘陵沟壑区种子库研究. 北京: 科学出版社, 2015.

[30] Bekker R, Bakker J, Grandin U, Kalamees R, Milberg P, Poschlod P, Thompson K, Willems J H. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: Indicators of seed longevity. Functional Ecology, 1998, 12(5): 834-842.

[31] 刘志民, 李雪华, 李荣平, 蒋德明, 曹成有. 科尔沁沙地 15 种禾本科植物种子萌发特性比较. 应用生态学报, 2003, 14(9): 1416-1420.

[32] 刘志民, 蒋德明, 闫巧玲, 李雪华, 李荣平, 骆永明, 王红梅. 科尔沁草原主要草地植物传播生物学简析. 草业学报, 2005, 14(6): 23-33.

[33] Chambers J C, MacMahon J A. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1994, 25(1): 263-292.

[34] Pakeman R J, Small J L, Torvell L. Edaphic factors influence the longevity of seeds in the soil. Plant Ecology, 2012, 213(1): 57-65.

[35] Baskin C C, Baskin J M. Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: AcademicPress, 1998.

[36] 杨期和, 尹小娟, 叶万辉. 硬实种子休眠的机制和解除方法. 植物学通报, 2006, 23(1): 108-118.

[37] 叶常丰, 戴心维. 种子学. 北京: 中国农业出版社, 1994.

[38] Bhattacharya A, Saha P K. Ultrastructure of seed coat and water uptake pattern of seeds during germination in Cassia sp. Seed Science and Technology, 1990, 18(1): 97-103.

[39] Bewley J D, Black M. Seeds: Physiology of Development and Germination. 2nd ed. New York: Plenum Press, 1994.

[40] De Souza F H D, Marcos-Filho J. The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. Revista Brasileirade Botanica, 2001, 24(4): 365-375.

[41] Benvenuti S, Macchia M, Miele S. Light, temperature and burial depth effects on *Rumex obtusifolius* seed germination and emergence. Weed Research, 2001, 41(2): 177-186.

[42] 闫兴富, 刘建利, 贝盏临, 刘存德, 高永峰, 王瑞霞. 不同光强条件下柠条锦鸡儿的种子萌发和幼苗生长特征. 生态学杂志, 2015, 34(4): 912-918.